Fonctions des lombriciens

II. — Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station R. C. P. - 165/P. B. I.)

PAR

M. B. BOUCHÉ et A. KRETZSCHMAR

Station de recherches sur la faune du sol
I.N.R.A., 7, rue Sully, F-21034 - Dijon-Cedex (France)

« *Solita Lumbricorum alimenta videntur esse terra cum certa humi quantitate commixta. Humus eorum cibum efformat, et ut illa utantur, certam terrae quantitatem absorbent* » (Morren, 1829).

I. — INTRODUCTION

CADRE ET OBJECTIFS

Les recherches sur les lombriciens, conduites depuis 1964 dans notre laboratoire, ont été poursuivies suivant trois orientations principales.

A) Établir un bilan faunistique et écologique des lombriciens en France (BOUCHÉ, 1972).

B) Définir la fonction écologique (= rôle économique) en termes quantitatifs (programme *in* BOUCHÉ, 1974).

C) Dresser une estimation des influences humaines sur cette faune.

Le deuxième point a été développé dans le cadre du Programme Biologique International (R.C.P.-40 ; R.C.P.-165 ; I.N.R.A.-Borculo) et des études de la

Reçu le 13-XII-72.

prairie de Cîteaux (I.N.R.A.). Ces recherches se développent en parcourant diverses étapes : stationnelle, fonctionnelle et économique.

1° Étude stationnelle.

C'est l'analyse, à la fois qualitative et quantitative, de l'ensemble de la station, comportant, d'une part, l'étude démographique des vers de terre (démécologie : structure, dynamique et distribution temporo-spatiale des populations) et, d'autre part, l'étude du milieu, c'est-à-dire dans la mesure du possible celle de caractéristiques pédologiques, climatiques, floristiques et zoologiques.

2° Étude fonctionnelle.

Cette étude tend à dégager les conséquences de l'activité des lombriciens. Le sujet est très vaste ; il peut porter sur les échanges tropho-énergétiques, la structuration du milieu, les déplacements de matières, les modifications gazeuses, etc. En pratique, des études de détails sont conduites sur des sujets limités et reportées par extrapolation/interpolation à l'ensemble de la station soit directement, soit indirectement en se référant au peuplement de celle-ci. Ces études de détails se font soit par analyses directes des phénomènes dans les conditions écologiques normales, soit avec des dispositifs techniques limitant les possibilités de reporter les résultats à la station.

Des essais «artificiels » sont souvent tentés pour étudier un aspect particulier du rôle des lombriciens, notamment par des travaux expérimentaux de laboratoire (alimentation, respiration, etc.), mais, en écologie, les résultats de telles recherches sont très souvent d'un usage délicat et de valeur limitée : il n'y a généralement pas de lien logique entre le phénomène mesuré et la fonction naturelle. Par contre, la multitude des aspects fonctionnels des lombriciens (BOUCHÉ, 1971, 1974) et le développement de méthodes d'étude directe (STÖCKLI, 1928 ; JOYNER et HARMON, 1961 ; GRAFF, 1957, 1967 ; etc.) permettent de définir, dans le cadre général que nous avons adopté, une *priorité* pour les recherches fonctionnelles qui peuvent être abordées écologiquement et pour les recherches méthodologiques sur de nouveaux paramètres. Un approfondissement des modèles permettra, par ailleurs, de mieux circonscrir les points qui ne peuvent vraiment être abordés par une démarche écologique directe ; *à ce stade seulement,* des compléments seront recherchés au laboratoire.

3° Étude économique.

C'est l'étude qui traduirait en termes économiques les connaissances détaillées ci-dessus aux alinéas 1 et 2, extrapolées à d'autres milieux (grâce au cadre élaboré au point A) en tenant compte des autres éléments agrotechniques (étudiés en C) et des données d'économie générale. On peut y reconnaître des connaissances quasi constantes (estimation des rôles écologiques des lombriciens) et des phénomènes relativement temporaires (conditions économiques du moment, évolution des techniques agronomiques). Or, pressées par les nécessités, presque toutes les démarches économiques oblitèrent la partie la plus constante, qui n'a pas fait l'objet de recherches suffisamment approfondies, pour « résoudre » à court terme les problèmes posés. Ainsi, les

lombriciens sont ignorés des modèles technico-économiques actuels, quoique ces animaux constituent la masse animale pondéralement la plus importante sous les climats tempérés, et que leurs rôles ont été reconnus tôt (DARWIN, 1881).

TÉMOIGNAGE DE L'ENDENTÈRE

En conséquence des objectifs définis ci-dessus, dans les recherches fonctionnelles sur les lombriciens, l'effort a porté *en priorité sur l'amélioration des méthodes permettant d'étudier directement certains aspects nouveaux du rôle des vers de terre,* tel que ce rôle s'exerce réellement dans la station de référence.

Un des « témoignages d'activité » des lombriciens est fourni par le contenu du tube digestif d'un animal qui vient d'être capturé : nous nous sommes efforcés de décrypter aussi complètement que possible le message informatif constitué par ce contenu.

Nous appellerons *endentère* (contraction du grec *endos* = dedans et *enteron* = intestin) la totalité des éléments contenus dans ce tube digestif.

L'endentère est extérieur aux limites morphologiques ou physiologiques d'un animal à tube digestif et fait donc partie du milieu de cet animal : il s'agit d'une portion de sol momentanément isolée pour subir diverses actions particulières (mécaniques, enzymatiques, etc.).

1.3 — DIFFICULTÉS MÉTHODOLOGIQUES

Les progrès accomplis en géodrilologie permettent, notamment à partir d'une interprétation de morphologie fonctionnelle, de connaître dans les grandes lignes les modes de vie des lombriciens et d'en déduire leur alimentation normale. Il est donc généralement inutile d'étudier l'endentère par observation directe et classement empirique de ses composantes mais, par contre, indispensable de quantifier précisément les éléments analysés. Les recherches s'appuyant sur l'observation directe des fèces ou de l'endentère, tels les classements empiriques des fractions d'endentère de PIEARCE (1972), n'apportent que des constatations grossières découlant du mode de vie des animaux. Ces constatations générales, qui restent précieuses pour les comparaisons entre animaux appartenant à des embranchements différents (cf. DUNGER, 1963), sont plus facilement et solidement établies, chez les lombriciens, par d'autres méthodes. Les expérimentations par élevage doivent tenir compte de la position fonctionnelle des animaux. Comme chaque espèce, dans un milieu, est le plus généralement dans une catégorie écologique particulière (assurant une fonction écologique propre) (BOUCHÉ, 1972), la comparaison interspécifique des résultats obtenus en conditions d'élevage homogénéisées ne peut être valablement faite. En outre, des différences peuvent être observées entre variétés d'une même espèce ; par exemple, les deux formes albinique et verte d'*Allolobophora chlorotica* ont une distribution horizontale différente en fonction de l'humidité (SATCHELL, 1967) ou, lorsqu'elles cohabitent, en fonction des horizons (BOUCHÉ, 1972). En fait, en raison du faible brassage génique, on doit considérer les *souches* locales comme pouvant présenter de fortes particularités (BOUCHÉ, 1972).

L'analyse de l'endentère des vers de terre peut se comparer à de nombreux égards à l'analyse de sol, puisqu'il s'agit en définitive d'une portion particulière de celui-ci. Néanmoins, pour que cette analyse apporte des informations précises, il est indispensable de travailler sur de *très petites quantités de substrat* (de l'ordre du milligramme). On doit pouvoir distinguer l'évolution du sol au cours du transit digestif et notamment les fractions d'endentère de l'œsophage, du jabot, du gésier et de diverses portions de l'intestin. Enfin, l'étude des fèces, qu'ils soient rejetés en surface (turricules) ou dispersés dans le sol, constitue une précieuse indication qui doit être également analysée sur de très petites quantités de sol.

Il faut donc s'efforcer de *miniaturiser* et de quantifier les résultats analytiques en les rapportant à des animaux capturés dans des conditions normales et référés clairement à des taxons précis et si possible à des souches de localisation bien déterminée. La miniaturisation ne pose pas trop de problèmes pour l'analyse microbiologique et l'analyse chimique, pour lesquelles les recherches sur petites quantités sont classiques ; par contre, les études pédologiques présentent de grandes difficultés qui nous ont conduits à développer différentes techniques.

A ce stade préliminaire, nous avons cherché à appliquer ces nouvelles techniques sur différentes espèces, à des degrés de développement variés et dans plusieurs milieux, afin de rencontrer une gamme de possibilités et de difficultés. Deux stations ont été retenues : une prairie (P. 1631, Ruffey-les-Echirez (Côte-d'Or), animaux capturés le 20-4-70) et une forêt (P. 1597 à 1608 inclus, Fontainebleau (Seine-et-Marne), animaux capturés le 4-11-70 dans la station de la forêt domaniale « La Tillaie » étudiée dans le cadre de la Recherche Coopérative sur Programme n° 165, Programme Biologique International).

II. — DESCRIPTION DE LA MÉTHODE

PRINCIPE

Dans une première étape, l'analyse a pour objet de séparer du sol le substrat organique non lié. « Rappelons qu'il existe dans le sol deux formes très distinctes de matières organiques, bien que soient toujours présents quelques constituants de caractères intermédiaires : la première, plus ou moins grossière, a pour caractéristique d'être constituée par des débris végétaux, en début d'évolution, non encore fixés à la fraction minérale du sol ; la deuxième est au contraire diffuse, intimement liée à la masse des constituants minéraux ; elle est composée en grande partie de corps évolués de C/N voisin ou inférieur à 10 et qui, contrairement aux premiers, de C/N beaucoup plus élevé, sont peu susceptibles d'une évolution fermentative rapide » (MONNIER et coll., 1962).

Il est important de distinguer dans l'endentère des vers de terre ces deux formes organiques, puisque ces animaux ont notamment pour fonction écologique d'assurer leur brassage (mélange sol-aliment). La variété des catégories écologiques et les différences d'activité saisonnière des vers permettent de prévoir une grande variabilité dans les valeurs absolues et relatives, et dans la composition des fractions de sol.

Nous nous sommes inspirés de la méthode pédologique de LEIN (1940), améliorée par MONNIER et coll. (1962), qui s'appuie sur une propriété physique de la matière organique libre dont la densité, voisine de 1, est beaucoup plus faible que celle du complexe organo-minéral. La séparation est effectuée en plaçant l'échantillon de sol dans un liquide organique de densité élevée (généralement 2) :

la matière organique libre flotte alors que la partie organo-minérale se dépose en un culot.

En fait, la séparation n'est pas parfaite du fait de l'association plus ou moins étroite d'éléments restant liés en petits agrégats. La centrifugation (LEIN, MONNIER et coll.) permet d'améliorer sensiblement la qualité de la séparation. Les contrôles d'efficacité de cette méthode ont été assurés en fonction des buts poursuivis. En pédologie, le fractionnement visant à distinguer des fractions organiques différentes, c'est sur leurs propriétés (taux de carbone, rapport C/N) que MONNIER et coll. ont vérifié l'efficacité de la méthode. Notre objectif étant autant qualitatif (nature des aliments) que quantitatif (transfert d'éléments) et visant à une miniaturisation, notre contrôle a été effectué par observation microscopique directe des fractions.

Les étapes du travail ont présenté de multiples difficultés qui ont été discutées par ailleurs (KRETZSCHMAR, 1971) et ont permis de définir une première procédure (A) ; une amélioration a ensuite été apportée (procédure B). Les résultats que nous présentons ici ont été acquis par l'une ou l'autre méthode.

ÉTAPES DU TRAVAIL

On peut distinguer dans les étapes de travail :

1° le prélèvement de l'échantillon,
2° l'étude de l'échantillon entier,
3° la désagrégation,
4° la séparation en fractions,
5° l'étude des fractions.

Prélèvement de l'échantillon.

Notre but étant, dans une première étape, purement technologique, nous nous sommes placés dans des conditions à la fois simples sur le plan biologique et délicates sur le plan de la méthode. Nous avons choisi de n'étudier que le contenu du jabot-gésier de certains vers de terre. Le contenu de l'œsophage, transitant rapidement, est souvent très faible ou nul (VAN GANSEN, 1963, p. 100 ; PIEARCE, 1972) ; c'est au niveau du jabot-gésier, organes d'accumulation, qu'il est possible de prélever le témoignage le plus compréhensible de la nourriture des vers. Ce contenu est de l'ordre de quelques milligrammes et atteint au plus 30 mg chez les adultes de *Lumbricus herculeus* (cette valeur peut être évidemment plus élevée chez des formes de très grandes tailles : *Scherotheca, Hormogaster,* etc.). Ces quantités très faibles obligent à mettre au point une procédure *sans perte de matériel,* les résultats pouvant être profondément modifiés par la perte de quelques particules. L'ordre de grandeur dépendant de la taille des animaux, ceux-ci ont été pesés avant dissection (poids frais, fixation formol 4 % = PV). Le jabot-gésier est prélevé par dissection en éliminant soigneusement les dissépiments, puis placé dans une coupelle d'observation où l'extraction est effectuée dans l'eau, en découpant longitudinalement le jabot-gésier pour en dégager le contenu. Il faut veiller à ne pas y mêler les débris tissulaires du ver et particulièrement la couche chitineuse interne au gésier qui se détache facilement.

Étude de l'échantillon entier.

L'analyse qualitatitve des fragments végétaux peut être conduite sous loupe binoculaire. Il est possible de reconnaître aisément les organes (racines, feuilles, etc.) et de donner des indications générales (monocotylédones, dicotylédones, etc.) sans études particulières. Pour une station, une description micromorphologique préalable de la végétation peut permettre la détermination de l'espèce botanique de nombreux débris végétaux. Quelques particules organiques proviennent d'animaux divers, d'autres ne sont pas identifiables en raison du degré de décomposition. Dans ce travail préliminaire, les possibilités de l'analyse qualitative n'ont pas été exploitées totalement, en raison de notre méconnaissance de la micromorphologie des plantes concernées, mais les essais que nous avons tentés dans ce sens montrent que techniquement les difficultés sont surmontables.

L'étude pondérale de l'échantillon est effectuée après dessiccation dans une étuve à 105° C. Avant cette opération, la totalité de l'échantillon est transférée dans un tube à essais avec quelques gouttes d'ammoniaque ; nous avons renoncé à l'emploi de la solution alcoolique préconisée par MONNIER et coll. (1962) car l'alcool coagule un « mucus intra-intestinal (?) » abondant et gêne les futurs fractionnements. L'ammoniaque entraîne une dispersion de ce « mucus » par variation du pH et ne fausse pas les pesées car cette base volatile est éliminée pendant la dessiccation à l'étuve.

Désagrégation

La désagrégation du matériel a été commencée manuellement au cours de la dissection et de l'observation qualitative. Après dessiccation, le sol tend néanmoins à se reconstituer en éléments plus ou moins coalescents qui adhèrent parfois fortement aux parois du tube à essais.

Avant la désagrégation définitive, le tube à essais contenant la totalité de l'échantillon reçoit un liquide de densité 2. Le liquide retenu est un mélange de 100 cm^3 de bromoforme et de 172,5 cm^3 de chloroforme. Nous avons renoncé à l'emploi de l'alcool éthylique préconisé par MONNIER et coll. (1962) qui, outre son action coagulante sur les « mucus », oblige, dans les dernières étapes de la séparation, à l'emploi de membranes filtrantes coûteuses. L'utilisation d'une solution aqueuse de bromure de potassium, même à température élevée, est inadéquate en raison de la saturation en sel entraînant de nombreux points de cristallisation gênant la séparation.

Parmi les diverses actions mécaniques que nous avons essayées (agitation manuelle, avec des billes d'acier, aux ultrasons, etc.), c'est le traitement aux ultrasons qui a permis la meilleure séparation. La qualité de cette séparation est appréciée en fonction du nombre de minéraux qui restent fixés à la matière organique légère ; ces minéraux sont observés au microscope en lumière polarisée (KRETZSCHMAR, 1971). La séparation des éléments de sol aux ultrasons est une pratique délicate dont les conséquences ont été analysées par Indus (1971).

Nous avons utilisé un émetteur d'ultrasons Siduse US-77-523 de fréquence 23 Khz (± 5 %) ayant un accord maximal lors des opérations ; la puissance est de 100 mA pendant 2 mn soit 100 W à ± 10 %.

Séparation : procédures A et B.

Après la désagrégation aux ultrasons, les tubes sont centrifugés à 1000 G pendant 5 minutes. On obtient deux fractions bien distinctes dans le tube mais leur récupération hors du tube est délicate. Les manipulations classiques entraînent

un mélange partiel ; il fallait séparer ces deux fractions *dans le tube* de façon à rincer la partie haute indépendamment du culot.

Procédure A.

L'impossibilité d'introduire un robinet, tube flexible, vissage, etc., dans le tube à centrifuger (étanchéité et résistance insuffisantes à 1000 G) nous a conduits à concevoir un ballonnet séparateur présentant le minimum de surface pendant

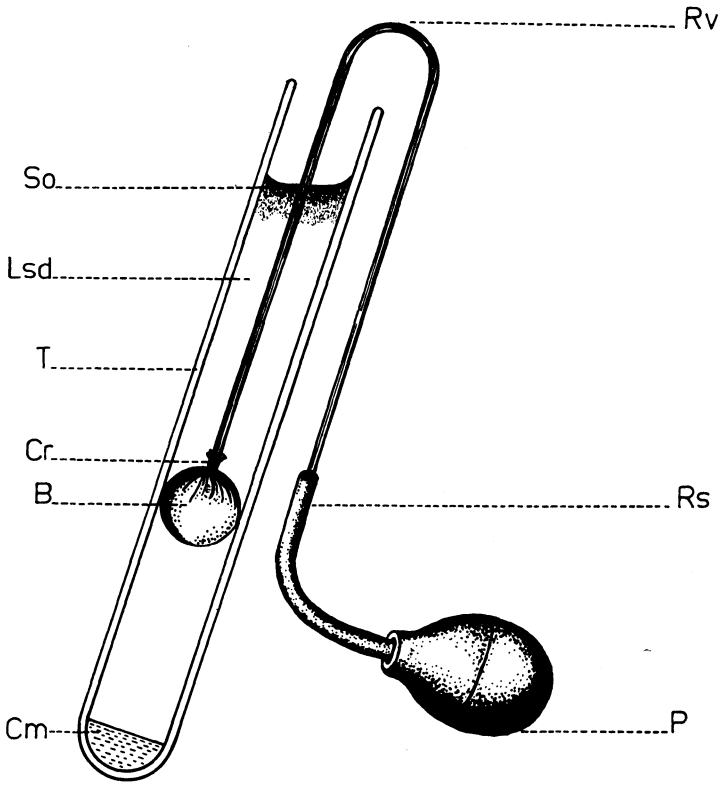

FIG. 1. — Dispositif de séparation par ballonnet (procédure A). B, ballonnet ; Cm, culot minéral ; Cr, collier en rhodorsyl ; Lsd, liquide séparateur dense ; P, poire à air ; Rs, raccord souple ; Rv, tube en verre ; So, surnageant organique ; T, tube à centrifuger 80 × 100 mm.

la pénétration dans la fraction supérieure et permettant une séparation étanche du liquide dense (fig. 1). Le ballonnet séparateur, en latex, est gonflé par l'intermédiaire d'un tube muni d'une poire de caoutchouc lorsqu'il est entre les deux fractions. Le latex est mis à tremper dans l'eau entre chaque opération, afin d'éviter que les particules organiques y adhèrent ; ainsi, il acquiert certaines propriétés hydrophiles qui limitent son mouillage par le liquide dense lipophile et par conséquent l'adhérence des éléments légers.

Cette technique, très simple, présente cependant l'inconvénient d'être d'un emploi délicat nécessitant un bon tour de main et oblige à la fréquente réfection

du ballonnet, dont le latex se détériore lentement au contact du bromoforme-chloroforme. Nous avons donc recherché une autre technique.

Procédure B.

Nous avons utilisé une méthode très simple : la congélation partielle du tube (partie inférieure) dans l'azote liquide. Lorsque le culot est solidifié, il est possible de rincer la partie supérieure totalement, sans perte et sans mélange d'éléments légers. Cette procédure est maintenant retenue comme définitive.

Les deux fractions sont ensuite récoltées sur des membranes filtrantes. Nous avons utilisé les membranes « Millipore » en ester de cellulose (dimension moyenne des pores 5 micromètres), qui ne résistent pas parfaitement au chloroforme-bromoforme (perte de poids) ; l'emploi de deux filtres superposés nous permet de corriger cette faible erreur pondérale.

Les fractions récoltées sur ultra-filtres peuvent subir de multiples analyses optiques, chimiques ou granulométriques. Nous n'avons pas entrepris celles-ci de façon exhaustive et nous nous sommes limités, dans un premier temps, à l'étude pondérale et qualitative des fractions organiques libres (MO) et organo-minérales lourdes (MM).

III. — ILLUSTRATION DES POSSIBILITÉS DE LA MÉTHODE ET COMPLEXITÉ DU DOMAINE ÉTUDIÉ

RÉSULTATS GÉNÉRAUX

Les études ont toujours été conduites sur les jabots-gésiers de vers de terre appartenant à différentes espèces et à des stades variés. Pour les petites formes, les contenus des jabots et gésiers de plusieurs individus ont été regroupés pour constituer un échantillon analysable. Un classement arbitraire, assez subjectif, des proportions de matière organique figurée par rapport au reste du contenu stomacal a été effectué ; par ailleurs, les rapports des poids animal/contenu gésier-jabot et des poids matière organique libre/complexe organo-minéral ont été établis. L'ensemble des résultats pondéraux est présenté au tableau 1 ; la procédure A a été appliquée aux animaux provenant de Ruffrey, la B à ceux de Fontainebleau. Le nombre d'échantillons a été limité par celui des lombriciens disponibles car nous avons utilisé des animaux capturés dans un autre but. Néanmoins, les premiers sondages ainsi effectués montrent à la fois la complexité des phénomènes et la sensibilité de la méthode.

D'une façon générale, le rapport poids du contenu du jabot-gésier (MT) sur celui des vers de terre (PV) (exprimé par $\frac{MT \cdot 1000}{PV}$) croît des larves aux adultes (ce qui correspond vraisemblablement au développement des organes de reproduction) et des espèces de petite taille aux formes de grande taille (anéciques).

La proportion de matière organique est presque toujours élevée ou très élevée chez les straminivores (consommateurs de litière), c'est-à-dire les anéciques et épigés, et par contre faible chez certains endogés (géophages) ou élevée chez d'autres (saprorhizophages). Le degré de décomposition de la matière organique varie également entre espèces ; il n'a été apprécié que

TABLEAU 1

Espèces	Stade	Procédure-station	Nombre d'échantillons	Nombre d'animaux par échantillons	Poids moyen des animaux en grammes PV		Poids de l'endentère jabot et gésier en mg						Rapports pondéraux			
							Matière totale MT		Fraction « minérale » MM		Fraction organique libre MO		MT . 1000 / PV		MO / MM	
					m	Sm	m	Sm	m	Sm	m	Sm	m	Sm	m	Sm
Nicodrilus longus	A	A	9	1	2,125	0,157	13,85	12,86	8,644	6,972	5,201	2,571	6,448	1,065	0,627	0,011
	PA	A	5	1	2,149	0,040	15,14	13,80	6,294	7,979	8,845	2,914	7,303	5,319	1,873	0,615
Lumbricus herculeus	A	B	5	1	1,737	0,241	8,280	5,648	5,012	3,741	3,266	0,612	4,758	0,543	0,775	0,059
	SA	B	5	1	0,601	0,014	4,441	4,876	2,880	3,576	1,560	0,246	5,166	4,821	1,215	0,429
	L	B	8	5 à 7	0,506	0,026	3,800	1,879	2,571	0,551	1,229	0,140	7,392	1,091	0,492	0,006
Dendrobaena rubida tenuis	A	B	8	4 à 6	0,086	ε	0,661	0,014	0,490	0,013	0,171	0,002	8,312	2,982	0,408	0,033
Nicodrilus caliginosus alternisetosus	A	B	7	1	0,790	0,009	8,646	3,731	7,992	4,163	0,654	0,047	11,138	5,846	0,112	0,026
	L	B	7	3	0,158	0,0004	1,711	0,412	1,523	0,377	0,189	0,003	9,964	10,120	0,1439	0,023
Allolobophora rosea	A	A	8	1	0,302	0,001	1,900	0,020	0,780	0,057	1,140	0,017	8,819	1,577	2,582	2,724
Allolobophora chlorotica albinique	A	B	6	2	0,267	0,001	3,033	0,628	2,552	0,609	0,464	0,008	10,999	3,775	0,223	0,006
Allolobophora chlorotica vert	A	A	13	1	0,290	0,001	2,200	0,078	0,847	0,023	1,370	0,075	7,828	1,211	2,045	0,620

qualitativement, mais il sera possible de le préciser grâce à une amélioration de la définition du substrat (nature et taille des éléments) et à des analyses chimiques (rapport C/N). Le jugement empirique que nous avons porté montre que, dans un milieu donné, chaque espèce tend à exploiter une source alimentaire propre reflétant une adaptation particulière : les catégories écologiques pourront être précisées par l'analyse approfondie de l'endentère.

ANALYSE TAXOLOGIQUE

L'interprétation des résultats se fait à l'aide des concepts taxonomiques (taxons) et écologiques (catégories écologiques) qui ont été développés *in* BOUCHÉ (1972) ; le tableau 1 les résume.

Nicodrilus longus longus (Ude, 1886).

Les animaux étudiés ont été récoltés à Ruffey. Cette espèce est une anécique typique ; néanmoins, le tube digestif des adultes contient un substrat essentiellement minéral (MO/MM = 0,627 ± 0,011) tandis que, au même prélèvement, les paradultes (adultes non reproducteurs) ont des endentères très riches en matière organique figurée (feuilles de graminées mortes). Cette différence peut être attribuée à un changement d'état physiologique ou/et à une modification du mode de vie (période d'alimentation et période d'affouillement du sol).

Lumbricus herculeus (Savigny, 1826).

Les lombriciens étudiés proviennent de Fontainebleau. A l'automne, le gésier des adultes et subadultes de cet anécique-épigé contient une matière organique brun clair constituée d'environ 50 % de fragments figurés, surtout des feuilles (monocotylédones et dicotylédones) et des débris de racines. La taille des éléments est plus petite chez les larves que chez les animaux sexués.

Dendrobaena rubida tenuis Eisen, 1874.

Cette sous-espèce, de Fontainebleau, est épigée straminicole. Son endentère présente une matière organique très fragmentée et évoluée (foncée), constituée essentiellement de débris foliaires (mono- et dicotylédones) et dépourvue de racines identifiables. La moitié des débris environ peut être caractérisée.

Nicodrilus caliginosus alternisetosus Bouché, 1972.

Cette sous-espèce est beaucoup plus typiquement endogée que la variété *paratypica* généralement observée en France. Dans nos échantillons de Fontainebleau, son endentère est essentiellement minéral, ce qui souligne son rôle de géophage exploitant surtout la matière organique noirâtre, intégrée au sol, relativement abondante dans les biotopes où prospère cet acidiphile. La partie figurée de la matière organique, peu représentée, est surtout constituée de racines mortes.

Allolobophora rosea rosea (Savigny, 1826).

En considérant sa variabilité morphologique, on peut penser que l'espèce *A. rosea* remplit des fonctions écologiques variées. En France, comme dans toute l'Europe occidentale, elle est constituée d'animaux grêles, endogés, qui s'apparentent en morphologie fonctionnelle approximativement aux *Prosellodrilus*, dont le rôle saprorhizophage est peu douteux. Effectivement, les *A. rosea* collectés à Ruffey ont montré un endentère riche en racines. Le rapport MO/MM indique une alimentation essentiellement organique. Pour mieux cerner la catégorie écologique des endogés saprorhizophages, les caractères morphologiques liés à la rhizophagie devraient être définis.

Allolobophora chlorotica chlorotica (Savigny, 1826).

La catégorie écologique de cette espèce est, sur le plan morphologique, assez ambiguë. BOUCHÉ (1972 a) l'avait classée comme intermédiaire en notant toutefois que la variété albinique est plus endogée que la forme viridisée (BOUCHÉ, 1972), ces deux formes ayant par ailleurs une distribution distincte en fonction de l'humidité (SATCHELL, 1967 ; BOUCHÉ, 1972).

La distinction de ces deux modes de vie se retrouve dans le rapport MT/PV (les endogés géophages tendent à avoir un rapport élevé : aliments relativement pauvres) et le rapport MO/MM (illustrant la nature organique de l'endentère de la forme verte). La dissection montre effectivement de rares débris organiques dans l'endentère de la forme albinique (seulement quelques racines brun clair peu décomposées) et des éléments difficilement identifiables (petits morceaux souvent d'origine foliaire) dans celui de la forme viridisée.

CONCLUSIONS

Les recherches méthodologiques sur l'endentère méritent d'être développées et approfondies. Les premiers essais montrent la possibilité d'acquérir une information très riche sur l'activité des animaux : la composition de l'endentère varie en fonction des catégories écologiques, des espèces, des taxons infraspécifiques, des stades de développement, de l'état physiologique et du temps.

La complexité des informations recueillies oblige à un échantillonnage sur un grand nombre d'individus et exclut toute conclusion hâtive sur quelques échantillons isolés. L'élargissement de la technique, notamment en améliorant la précision de l'étude qualitative et en analysant physico-chimiquement les fractions obtenues, permettra de compléter ces informations. La méthode devra également évoluer vers une plus grande efficacité opérationnelle et une formalisation poussée pour permettre le traitement d'échantillons d'endentère en série.

Les premiers résultats obtenus soulignent l'intérêt du concept de catégories écologiques et montrent la nécessité de définir des catégories plus fines que celles qui sont actuellement proposées ; des informations écologiques et morphologiques quantifiées et nombreuses sont, à cet égard, indispensables.

L'analyse de l'endentère, la morphologie fonctionnelle approfondie, l'étude de la localisation stratigraphique précise des taxons et l'appréciation des conséquences de la compétition interspécifique au niveau des peuplements (BOUCHÉ, 1972, 1973 a) permettent d'augurer de grands progrès dans la compréhension et la quantification des fonctions écologiques des lombriciens.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier les Professeurs GRISON et LEMÉE, responsables de la R.C.P.-165 (P.B.I.), pour les moyens qu'ils consacrèrent à ces recherches et MM. MONNIER, PAPY et THOMAS, pour les conseils qu'ils nous ont prodigués.

RÉSUMÉ

Le cadre théorique et pratique des problèmes relatifs à l'analyse du contenu du tube digestif des vers de terre est présenté dans son contexte écologique. Une méthode d'analyse originale est décrite. Les résultats préliminaires portant sur six espèces de Lumbricidae indiquent une grande différenciation en fonction des espèces, des variétés, des stades de développement, de l'état physiologique et du temps, et soulignent l'intérêt de développer ces recherches conjointement avec d'autres approches d'écologie fonctionnelle.

SUMMARY

The theoretical and practical limits of the problems concerning the analysis of the gut contents of earthworms are presented in their ecological context. A new method of analysis is described. The preliminary results on six Lumbricidae species reveal important variations according to species, variety, growth stage, physiological state and weather, and point out the need for parallel studies in matter of functional ecology.

ZUSAMMENFASSUNG

Die theoretischen und praktischen Seiten der Problemen, die die Analyse des Darminhalts der Regenwürmer betreffen, werden auf ökologischem Standpunkt vorgestellt. Eine neue Methode zur Analyse ist beschrieben. Die vorlaüfigen Ergebnisse bei sechs Arten von Lumbricidae zeigen, dass es eine grosse Differenzierung je nach der Art, der Sorte, dem Entwicklungsstadium, dem physiologischen Zustand und dem Wetter gibt und dass es von Interesse ist, diese Forschungen zusammen mit anderen Studien hinsichtlich funktioneller Ökologie weiterzuführen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOUCHÉ (M. B.), 1971. — Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrés par le rôle pédobiologique des vers de terre. *In* Pesson, « La vie dans les sols », éd. Gauthier-Villars, Paris, 187-209.

BOUCHÉ (M. B.), 1972. — Lombriciens de France. Écologie et systématique. Ed. I.N.R.A., Paris, 1-671 (An. zool.-écol. anim. numéro hors série 72/2).

BOUCHÉ (M. B.), 1972 a. — Répartition des vers de terre, appréciée par le rapport carbone-azote dans les types d'humus en France. C. R. du IVe Colloqvivm pedobiologiae, Dijon, septembre 1970, éd. I.N.R.A., Paris (An. zool.-écol. anim. numéro hors série 71/7), 481-493.

BOUCHÉ (M. B.), 1974. — Fonctions des lombriciens. I. Mésologie, distribution et rôle des lombriciens dans quelques écosystèmes forestiers. Monographies de la R.C.P.-40, **4**, éd. C.N.R.S., Paris (sous presse).

DARWIN (C. R.), 1837. — On the formation of the mould. *Proc. geol. soc.*, London, **5**: 505-509.

DARWIN (C. R.), 1881. — The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. Ed. John Murray and Co., London, 1-326.

DUNGER (W.), 1963. — Leistungsspezifität bei Streuzersetzern. *In* Doeksen et van der Drift, « Soil organisms », éd. North-Holland Co., Amsterdam, 92-102.

GANSEN (P. van), 1963. — Structures et fonctions du tube digestif du Lombricien *Eisenia foetida* Sav. *Ann. soc. zool. Belg.*, **93** (1962-1963): 1-120.

GOUNOT (M.), 1969. — Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Ed. Masson et Cie, Paris, 1-314.

GRAFF (O.), 1957. — Eine einfache Methode zur Beobachtung der Rotte von organischen Düngern und Mulchmaterialen. *Z. Acker- u. Pflanzenbau,* **104**: 189-190.

GRAFF (O.), 1967. — Ueber die Verlagerung von Nährelementen in den Unterboden durch Regenwurmtätigkeit. *Landwirtschaftl. Forsch.,* **20**, 2-3: 117-127.

INDUS (N. A.), 1971. — Action des ultrasons sur les échantillons lors de la préparation des sols à l'analyse mécanique. *Bull. izv. akad. nauk. Kazahk. S.S.R.,* **4**: 13-17.

JOYNER (J. W.) et HARMON (N. P.), 1961. — Burrows and oscillative behavior therein of *Lumbricus terrestris. Proc. indiana acad. sci.,* **71**: 378-384.

KRETZSCHMAR (A.), 1971. — Contribution à l'étude de l'alimentation des lombriciens. Mémoire multigraphié, non publié, de fin d'études de l'E.N.I.T.A., Dijon.

LEIN (Z. J.), 1940. — Zur Frage der Bildung des Humus mit dem mineralischen Teil des Bodens (en russe). *Potchvovedenie,* **10**: 41-57.

MAELZER (D. A.), 1965. — Environment, semantics and system theory in ecology. *J. theoret. biol.,* **8**: 395-402.

MONNIER (G.), TURC (L.) et JEANSON-LUUSINANG (C.), 1962. — Une méthode de fractionnement densimétrique par centrifugation des matières organiques du sol. *Ann. agron.,* **13**, 1: 55-63.

MORREN (C. F.), 1829. — De Historia Naturali Lumbrici terrestris. *Ann. Acad. Gandavensis,* Gandavi, 1825-1826.

PIEARCE (T. G.), 1972. — The calcium relations of selected Lumbricidae. *J. anim. ecol.,* **41**, 1: 167-188.

SATCHELL (J. E.), 1967. — Lumbricidae. *In* A. BURGES et F. RAW, « Soil Biology », éd. Academic press, London, 259-322.

STÖCKLI (A.), 1928. — Studien über den Einfluss des Regenwurmes auf Beschaffenheit des Bodens. Landwirtschaftl. *Jahrb. Schweiz,* **42**: 1-121.